Myrmecologische Nachrichten	4	11-15	Wien, Jan. 2001

Pleometrotische Koloniegründung von *Lasius meridionalis* (BONDROIT, 1920) bei *Lasius paralienus* SEIFERT, 1992, mit Bemerkungen über morphologische und ethologische Anpassungen an die sozialparasitische Koloniegründung (Hymenoptera: Formicidae)

Bernhard Seifert & Alfred Buschinger

Abstract

Pleometrotic colony foundation of *Lasius meridionalis* (BONDROIT, 1920) by *Lasius paralienus* SEIFERT, 1992, with comments on morphological and behavioural adaptions to socio-parasitic colony foundation (Hymenoptera: Formicidae). - Pleometrotic colony foundation in a temporary social parasite of the subgenus *Chthonolasius* is described for the first time. Eight dealate, freshly mated gynes of *Lasius* (*Chthonolasius*) *meridionalis* were observed in a nest of the host species *Lasius paralienus* at the Stilfser Joch in S Tirol / N Italy in August 1998. The observation represents the first direct evidence for *L. paralienus* to serve as host for *L. meridionalis* in addition to the main host *L. psammophilus*. Chorological data as well as structure and extension of some *L. meridionalis* colonies found in Central Europe suggest oligogynous-polydomous colonies for some of the sites. It is hypothesized that pleometrosis might increase the colony foundation success of *L. meridionalis* and could represent the initial step for the development of oligogyny instead of terminating the pleometrosis by lethal fighting of the queens. The deviating cephalic and mandibular morphology of all known *Chthonolasius* gynes, compared to the independently founding gynes of the subgenera *Lasius* s.str. and *Cautolasius*, is considered as synapomorphy that considerably increases the potency for lethal biting and disintegrating the host queen. A further adaption to socially parasitic colony foundation is the enlarged Dufour gland that is suspected as a main source for propaganda pheromones emitted to influence host workers.

Key words: socially parasitic ants, pleometrotic colony foundation, oligogynous colonies, morphologic and ethologic adaptions.

Einleitung

Freilandbeobachtungen über die temporär sozialparasitische Koloniegründung von Ameisen des Subgenus *Chthonolasius* beziehen sich wegen der verborgenen subterranen Lebensweise überwiegend auf den kurzen Zeitraum zwischen der Landung nach dem Schwarmflug bis zum Eindringen in die Wirtskolonie. Allgemein wird berichtet, dass die Jungköniginnen mancher Arten vor dem Nesteingang eines Wirtsvolkes eine Wirtsarbeiterin ergreifen und teilweise zerbeissen (GÖSSWALD 1938, HÖLLDOBLER 1953). Auch über die Geschehnisse im Inneren des Wirtsnestes nach dem Eindringen des Parasitenweibchens ist nur wenig bekannt. CRAWLEY (1909) und HÖLLDOBLER (1953) beobachteten im Kunstnest, dass *Chthonolasius*-Weibchen die Wirtskönigin problemlos töteten bzw. dass bei Allopleometrosen mit einem oder mehreren Wirtsweibchen geschlüpfte Wirtsarbeiterinnen die Parasitenkönigin bevorzugten und die Wirtskönigin(nen) töteten [Zur Begriffsbestimmung: Pleometrose = ohne Arbeiterinnen begonnene Koloniegründung durch mehrere Jungweibchen; Allopleometrose: entsprechendes durch Jungweibchen verschiedener Arten]. Sehr erschwerend für die Interpretation älterer Publikationen ist die häufig zweifelhafte, aktuell nicht mehr nachprüfbare Artdetermination sowohl von Parasit als auch Wirt. So schließen Phänologie und Verhaltensweise der von GÖSSWALD (1938) beobachteten Jungweibchen nahezu aus, dass es sich, wie behauptet, um *L. mixtus* gehandelt haben kann. Hier kommen wie bei CRAWLEY (1909) mindestens zwei Parasiten-Arten in Frage. Bei den aufschlussreichen Beobachtungen von HÖLLDOBLER (1953) dürfte es sich zumindest bei Versuch 1 tatsächlich um *L. umbratus* gehandelt haben, doch ist keineswegs sicher, ob alle neun Kunstnest-Versuche mit Weibchen dieser Art durchgeführt wurden. Glücklicherweise ist die Artdetermination der Wirte und der Parasiten-Weibchen durch neuere Untersuchungen weitgehend geklärt (SEIFERT 1988, 1990, 1991, 1992, 1996), während die der Parasiten-Arbeiterinnen immer noch große Probleme bereiten kann.

Direktnachweise der von den verschiedenen *Chthonolasius*-Arten benutzten Wirtsarten wurden fast immer durch die Beobachtung gemischter Arbeiterinnenpopulationen erbracht, wobei fehlende Begleitinformationen sowie die extrem erschwerte Bestimmung der *Chthonolasius*-Arbeiterinnen und die immer noch schwierige der *Lasius*-Arbeiterinnen die Interpretation nicht nur der älteren Angaben sehr problematisch macht. Verlässlich determinierte Nachweise von Parasit-Wirts-Systemen sind daher immer noch sehr spärlich. Für *Lasius meridionalis* kann aus Verbreitungsdaten (SEIFERT unveröff.) mit hoher Sicherheit auf *L. psammophilus* als Hauptwirt geschlossen werden. Das gelegentliche Vorkommen von *L. meridionalis* in Gebieten, wo *L. psammophilus* fehlt (z.B. Kalkgebiete Thüringens), belegt eine zumindest regionale Nutzung zusätzlicher Wirtsarten. Es wird hier der Erstnachweis der Koloniegründung von *Lasius meridionalis* bei *L. paralienus* publiziert. Der Fund ist insbesondere deshalb von besonderem Interesse, weil er eine pleometrotische Koloniegründung durch einen Sozialparasiten anzeigt. Schon die Kunstnestbeobachtungen von STÄRCKE (1937) deuteten an, dass Pleometrosen bei *L. meridionalis* zumindest im Anfangsstadium friedlich verlaufen.

Freilandbeobachtungen und Präparationsergebnisse

A. Buschinger beobachtete am 22.08.1998 nahe der Passstraße zum Stilfser Joch (Italien, Südtirol) ein Nest von *Lasius paralienus* mit mehreren flügellosen Weibchen von *L. meridionalis*. Die Fundstelle liegt in ca. 1800 m Höhe an einem E bis SE exponierten Hang. Es handelt sich um eine dicht bewachsene, artenreiche, feuchte Wiese mit eingesprengten Gebüschgruppen und einzelnen Anhäufungen von Hangschutt und Lesesteinen. In einem solchen, mit *Rubus idaeus* und *Vaccinium myrtillus* bewachsenen Steinhaufen wurde unter einer Felsplatte ein Nest von *L. paralienus* mit geflügelten Weibchen und Männchen dieser Art gefunden. Zusätzlich liefen darin etwa acht deutlich kleinere, entflügelte Weibchen umher, die rasch in der Tiefe verschwanden, so dass nur noch drei erbeutet werden konnten, von denen eines am Abend des Sammeltages präpariert wurde.

Die Präparation ergab, dass es sich um ein anscheinend kurz zuvor begattetes Jungweibchen handelte. Die Ovariolen waren noch kurz, wie bei geflügelten Tieren, und enthielten keine Oocyten mit Dottereinlagerung. Die Spermatheca erschien 8-förmig, fast zweigeteilt, und war dicht mit Spermien gefüllt. Weiterhin wurde eine auffallend große, zweilappige Dufour-Drüse festgestellt. Der Fund wird als pleometrotische Koloniegründung durch wenigstens 8 Weibchen des temporären Parasiten *L. meridionalis* bei *L. paralienus* interpretiert.

Hinweise auf eine Oligogynie-Polydomie bei *Lasius meridionalis.*

Im Sinne der Definition von HÖLLDOBLER & WILSON (1990) bezeichnet Oligogynie das Vorhandensein mehrerer reproduktiv aktiver Weibchen in einer Ameisenkolonie, wobei sich aber jedes dieser Weibchen zur Vermeidung reproduktiver Konflikte in weit entfernten Koloniebereichen (andere Nestkerne, Ableger, andere Nistbäume etc.) separiert. Bei Polygynie können dagegen mehrere reproduktive Weibchen im selben Nesthügel assoziiert sein. Innerhalb der Gattung *Lasius* scheint nach bisherigen Erkenntnissen Monogynie der Regelfall zu sein. Eine echte Polygynie ist in der Holarktis bisher nur für *Lasius neglectus* und *L. sakagamii* nachgewiesen und somit als Ausnahme zu betrachten (YAMAUCHI et al. 1981, van LOON et al. 1990). Oligogyne Kolonien sind im Freiland weit schwerer nachweisbar als polygyne und es entsteht die Frage, ob sie bei *Lasius* nicht häufiger vorkommen als bisher angenommen. Für *Lasius flavus* wird Oligogynie nach vorheriger Pleometrose beschrieben (PONTIN 1960). Pleometrosen, die nach eigenen Beobachtungen auch bei *Lasius niger* und *L. emarginatus* vorkommen können, erscheinen somit als der wahrscheinlichste Ausgangspunkt für oligogyne Kolonien, obwohl sämtliche von SOMMER & HÖLLDOBLER (1995) beobachteten Pleometrosen bei *Lasius niger* in Monogynie endeten.

Auch aus der hier berichteten Pleometrose von *Lasius meridionalis* ergibt sich die Frage, ob daraus eine oligyne Kolonie entstehen kann. Die Verteilung von im Freiland gefundenen *L. meridionalis*-Nestern deutet tatsächlich in diese Richtung. Nach Nestdichteuntersuchungen auf 134 Untersuchungsflächen unterschiedlicher Habitatbeschaffenheit in Sachsen, Sachsen-Anhalt, Thüringen, Brandenburg und Mecklenburg (SEIFERT 1986 und SEIFERT unpubl.) betrug die mittlere kumulative Dichte aller Arten des Subgenus *Chthonolasius* nur 0,31 Nester / 100 m² und die der potentiellen Wirtsarten des Subgenus *Lasius* s.str. 21,9 Nester / 100 m². *Chthonolasius* wurde dabei nur auf 11 % der Untersuchungsflächen in insgesamt 21 Nestern gefunden. *Lasius meridionalis* war auf keiner dieser Siedlungsdichte-Flächen vorhanden.

Diese Zahlen machen deutlich, dass auch weit verbreitete *Chthonolasius*-Arten in Mitteleuropa immer nur punktuell und nie in großen Dichten gefunden werden. Sicher als *Lasius meridionalis* determinierte Nester wurden von B. Seifert nur an 4 Orten gefunden. Bei Rothenburg / Sachsen und Waren / Mecklenburg handelte es sich um je ein Einzelnest. Auffälligerweise wurden aber 1987 bei Gartz in Brandenburg und 1992 auf der Insel Öland scheinbare Nestassoziationen gefunden. Auf einer Länge

von jeweils 7-8 m wurden an beiden Orten unter großen Steinen im Abstand von jeweils 2-3 m mehrere volkreiche Nester (oder Zweignester einer Kolonie, was sich heute nicht mehr entscheiden lässt) gefunden. Angesichts des normalerweise punktuellen Vorkommens von *Chthonolasius*-Nestern, erscheint es nicht sehr wahrscheinlich, dass solche scheinbaren Nestansammlungen separate Kolonien aus unterschiedlichen Gründungen repräsentieren. Auch die Deutung, dass begattete Jungweibchen eines initial gegründeten Einzelnestes zunächst die unmittelbar benachbarten Wirtsnester parasitiert hätten, ist angesichts des sich im hohen Luftraum vollziehenden Begattungsfluges und der wahrscheinlich nach dem Gießkannenprinzip ablaufenden Landung sehr unwahrscheinlich. Da die räumliche Ausdehnung und summarische Volkstärke dieser Nestansammlungen schlecht zu unseren Vorstellungen von einer monogynen *Lasius*-Kolonie passt, erscheint eine oligogyn-polydome Kolonie pleometrotischer Herkunft für ein solches Verteilungsbild als die plausibelste Erklärung. Das Vorliegen einer echten Polygynie kann nicht ausgeschlossen werden, erscheint aber aus bisherigen Erkenntnissen über Begattungsverhalten und Nestverteilung von *Chthonolasius* wenig wahrscheinlich.

Morphologische und ethologische Anpassungen der *Chthonolasius*-Weibchen an die parasitische Koloniegründung.

Die externe Kopfmorphologie eines bei Bergen / Niederlande gesammelten Weibchens von *Lasius* (*Chthonolasius*) *umbratus* mit der eines bei Lömischau / Sachsen gesammelten Weibchens von *L.* (*Cautolasius*) *flavus* wird in Abb. 1 verglichen. Im Vergleich zu den selbständig gründenden Weibchen von *Lasius* s.str. und *Cautolasius* zeigen sämtliche *Chthonolasius*-Weibchen einschließlich des kleinen *L. bicornis*-Weibchens einen auffällig verbreiterten Kopf, indem sich Mandibeladduktoren mit einer stark vergößerten Querschnittsfläche befinden. Eine Verlängerung der Mandibeladdultoren wird zudem durch die bei einigen Arten deutlich vorgewölbten Hinterhauptsecken ermöglicht [Bezeichnenderweise wurden Weibchen von *Lasius umbratus* und *L. meridionalis* schon wiederholt als „*Formica exsecta*-Weibchen" mit der Bitte um Nachbestimmung an B. Seifert eingeschickt!]. Damit wird die absolute Kraftentfaltung und der Kontraktionsweg bei der Mandibelarbeit deutlich vergrößert. Zudem ermöglicht der bei *Chthonolasius* erhöhte Abstand der Mandibelgelenke eine höhere Griffweite und damit einen wirksameren Einsatz des Apikalzahnes beim Penetrationsbiss in großvolumige Körperteile. Auch die Mandibelform der *Chthonolasius*-Weibchen weicht von der selbständig gründender *Lasius*-Arten ab und zeigt Ähnlichkeiten zu der auf effektives Zerschneiden evoluierten Mandibel von Arten des Subgenus *Coptoformica* (DIETRICH 1998). Sie ist massiv gebaut, die basalen Zähne des Kaurandes weichen nach lateral von der Linearität des übrigen Kaurandes ab - quasi einen Bogen bildend und in die Basiskante der Mandibel hineinlaufend. Die seitlich versetzten basalen Zähne entfalten wegen ihres verkürzten Abstandes vom Drehpunkt des Mandibelgelenkes eine höhere Kraft und könnten möglicherweise wie eine Säge beim Abtrennen von Gliedmaßen eingesetzt werden, wenn diese zwischen Clypeusvorderrand und basaler Mandibelkante eingeklemmt werden. Die aus der Morphologie abgeleiteten Fähigkeiten werden durch Verhaltensbeobachtungen bestätigt. Bei Il Fuorn / Graubünden konnte B. Seifert 1998 beobachten, wie ein von *Formica selysi*-Arbeiterinnen angegriffenes, auf Wirtsnestsuche befindliches *L. meridionalis*-Weibchen einer großen *F. selysi* in beindruckender Weise die Kopfkapsel durchbohrte, bevor es der Übermacht erlag. Das sehr effektive Zubeissen von *Chthonolasius*-Weibchen ist zudem aus Beobachtungen von Koloniegründungen in Kunstnestern bekannt, bei denen die Parasitenweibchen die größeren Wirtsköniginnen problemlos töteten und zerstückelten (CRAWLEY 1909, HÖLLDOBLER 1953).

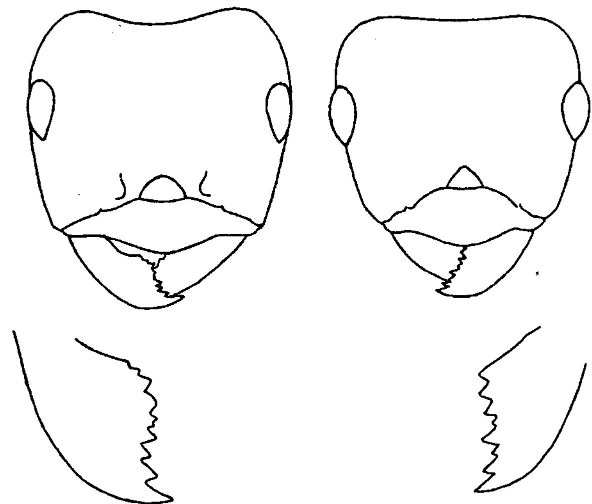


Abb. 1: Vergleich von externer Kopfmorphologie und Mandibelbezahnung eines Weibchens von *Lasius* (*Chthonolasius*) *umbratus* (links) und *Lasius* (*Cautolasius*) *flavus* (rechts). Zur Anpassung an eine gleiche mediane Kopflänge ist der Kopf des *L. flavus*-Weibchen relativ etwas größer dargestellt. Zu beachten sind der verbreiterte Kopf, die vorgewölbten Hinterhauptsecken, der vergrößerte Abstand der Mandibelgelenke und die zusätzlichen basalen Mandibelzähne des *Chthonolasius*-Weibchens.

Die bei allen *Chthonolasius*-Weibchen beobachtbare Abwandlung der Mandibel- und Kopfmorphologie kann als Autapomorphie eines „Ur-*Chthonolasius*" in Anpassung an die sozialparasitische Koloniegründung gedeutet

werden. Das Töten der Wirtskönigin wird durch diese Anpassung zweifellos stark erleichtert.

Das von verschiedenen Autoren (z.B. CRAWLEY 1909, STÄRCKE 1937, GÖSSWALD 1938, HÖLLDOBLER 1953) berichtete Zerstückeln einer Wirtsarbeiterin durch die *Chthonolasius*-Königin vor Eindringen in das Wirtsnest ist als Verhaltens-Atavismus gedeutet worden (GÖSSWALD 1938, HÖLLDOBLER 1953), doch kann hier durchaus ein funktionaler Zusammenhang vorliegen. Nach eigenen Feststellungen (SEIFERT unveröff.) kommt diese Verhaltensweise zumindest bei *Lasius umbratus*, *L. distinguendus* und *L. citrinus* sowie nach STÄRCKE (1937) auch bei *L. meridionalis* vor. Das Verhalten der Weibchen der 10 übrigen westpaläarktischen *Chthonolasius*-Arten - *balcanicus*, *bicornis*, *jensi*, *mixtus*, *longiceps*, *nitidigaster*, *rabaudi*, *sabularum*, *tibialis* und *viehmeyeri* - ist noch nie beobachtet worden. Das Töten, Herumtragen und Zerstückeln einer Arbeiterin der Wirtskolonie geschieht immer in der Nähe der Nestausgänge unter intensivem Betasten der Leiche bei gleichzeitigem intensiven Sich-Putzen (autogrooming) der Jungkönigin. Eine Duftstoffübernahme ist dabei durchaus wahrscheinlich und könnte die Aggressivität der Wirtsarbeiterinnen nach dem Eindringen in das Nest zumindest dämpfen. Diese duftliche Camouflage ist aber offensichtlich nicht ausreichend. Nach den oben zitierten, bei Raumtemperatur durchgeführten Beobachtungen im Kunstnest war die Aggressivität von als „*Lasius niger*“ determinierten Wirtsarbeiterinnen immer noch beträchtlich und manchmal tödlich. HÖLLDOBLER (1953) berichtet, dass nach anfänglich heftigen Attacken und dabei völlig passivem Verhalten des Parasitenweibchens die Aufmerksamkeit der Arbeiterinnen schon sehr bald auf dessen Gasterspitze gerichtet war, die Aggressivität spürbar abnahm und ein intensives Belecken und Betasten einsetzte. Das Weibchen war schon 100 Minuten nach dem Eindringen vollständig akzeptiert und wurde reichlich gefüttert. In diesem Zusammenhang ist der vorliegende Befund einer stark vergrößerten Dufourdrüse von Bedeutung. Die Beobachtungen von HÖLLDOBLER (1953) machen es sehr wahrscheinlich, dass am Gasterende eine Art von Propaganda-Pheromon abgegeben wird, als dessen Produktionsort die stark vergrößerte Dufourdrüse in Frage kommt. Auch die deutlich höhere Attraktivität des Parasitenweibchens gegenüber der Wirtskönigin (HÖLLDOBLER 1953) wird mit hoher Wahrscheinlichkeit über chemische Faktoren bewirkt, wobei wiederum an eine Mitwirkung von Dufourdrüsensekret zu denken ist. Die Bedeutung der Dufourdrüse als Produktionsort von für das Eindringen von Parasitenweibchen in eine Wirtskolonie erleichternden Beschwichtigungs- bzw. Propagandapheromonen ist für *Doronomyrmex kutteri* (BUSCHINGER 1965), *Harpagoxenus sublaevis* (NYLANDER 1849), *Polyergus breviceps* EMERY, 1893 und *Polyergus rufescens* LATREILLE, 1798 gezeigt worden (ALLIES & al. 1986, TOPOFF & al. 1988, MORI & al. 2000).

Es erscheint logisch, dass die Fremdabwehr der populationsschwachen Labornester (meist wurde mit 50-150 Arbeiterinnen gearbeitet) durch die chemische Strategie eines einzelnen Parasitenweibchens leichter zu überwinden ist, als bei um den Faktor 100-200 volkreicheren Freilandnestern. Der Koloniegründungserfolg sollte hier signifikant steigen, wenn mehrere Parasitenweibchen gleichzeitig eindringen und eine wesentlich stärkere chemische Beeinflussung der Wirtsarbeiterinnen bewirken. Eine solche Strategie kann sich für ein einzelnes Weibchen auch dann auszahlen, wenn die Pleometrose in einer durch Tötungskampf der Königinnen erzeugten Monogynie endet, sofern die Mortalitätsabsenkung beim Eindringen in die Wirtskolonie stärker ist als der später durch Königinnenkämpfe erzeugte Mortalitätsanstieg. Eine solche Strategie wird sich umsomehr lohnen, wenn sich die Königinnen später auf friedliche Weise in einer oligogynen Kolonie separieren. Somit könnte die hier berichtete pleometrotische Koloniegründung bei *Lasius meridionalis* kein Einzelfall sondern eine übliche Strategie sein.

Abschließende Wertung

Die verborgene, subterrane Lebensweise und relative Seltenheit der *Chthonolasius*-Arten, die Schwierigkeiten der Simulation naturähnlicher Bedingungen in Kunstnestern und nicht zuletzt die Determinationsprobleme führten dazu, dass sich die Myrmekologen in den letzten 40 Jahren vor allem jenen Ameisengruppen zuwandten, mit denen ökomomischer und reproduzierbarer gearbeitet werden kann. Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, sind die Kenntnisse über Details der Biologie der temporär parasitischen *Lasius*-Arten aussergewöhnlich dürftig und stammen zum größten Teil aus anekdotischen Gelegenheitsbeobachtungen. So beruhen Hypothesen über das Wirtsartenspektrum der Subgenera *Chthonolasius*, *Austrolasius* und *Dendrolasius* überwiegend auf Wahrscheinlichkeitsaussagen, die aus der Chorologie und Zusammensetzung der Begleitfauna abgeleitet wurden, und nur in seltenen Fällen auf unanfechtbaren Direktnachweisen. Das macht deutlich, dass jede einzelne, abgesicherte Direktbeobachtung wertvoll ist (siehe auch BUSCHINGER & SEIFERT 1997) und eingehende Untersuchungen dringend erforderlich sind.

Dass Pleometrosen bei *Chthonolasius* bisher noch nicht beobachtet wurden, ist wegen der schweren Beobachtbarkeit wenig erstaunlich. Bei den im Juli / August nach dem Hochzeitsflug herrschenden Bodentemperaturen sitzen *Chthonolasius*-Königinnen nur selten oberflächennah im Wirtsnest. Unsere einzige weitere Beobachtung einer

akzeptieren *Chthonolasius*-Jungkönigin war die einer *Lasius jensi*-Gründerin bei *L. alienus* unter einer großen Steinplatte nach Regenwetter und Wiedererwärmung Anfang September. *Lasius meridionalis* kommt zudem meist auf sandigkiesigen Böden vor, wo man keine großen Steine wälzen kann und Nestinhalte durch aufwendige Grabarbeiten ermitteln muss.

Literatur

ALLIES, A. B., BOURKE, A. F. G. & FRANKS N. R. 1986: Propaganda substances in the cuckoo ant *Leptothorax kutteri* and the slave-maker *Harpagoxenus sublaevis*. – Journal of Chemical Ecology 12: 1285-1293.

BUSCHINGER, A. & SEIFERT, B. 1997: On the host species of a temporary parasitic ant, *Lasius (Austrolasius) carniolicus* Mayr, 1861 (Hymenoptera, Formicidae). – Insectes Sociaux 44: 299-301.

CRAWLEY, W. C. 1909: Queens of *Lasius umbratus* Nyl. accepted by colonies of *Lasius niger* L. – Entomologist's Monthly Magazine 45: 94-99.

DIETRICH, C. O. 1998: Plünderung eines *Formica lemani*-Volkes durch *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae) am Göller (Österreich: Niederösterreich) mit einer funktionellen Deutung des Beißverhaltens der *Formica exsecta*-Gruppe. – Myrmecologische Nachrichten 2: 19-34.

GÖSSWALD, K. 1938: Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung bei *Lasius umbratus mixtus* Nyl. – Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 151: 101-148.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990: The Ants. – The Belknapp Press of Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts, 732 pp.

HÖLLDOBLER, K. 1953: Beobachtungen über die Koloniegründung von *Lasius umbratus* Nyl. – Zeitschrift für angewandte Entomologie 34: 598-606.

MORI, A., GRASSO, D. A., VISICCHIO, R. & LE MOLI F. 2000: Colony founding in *Polyergus rufescens*: the role of the Dufour's gland. – Insectes Sociaux 47: 7-10.

PONTIN, A. J. 1960: Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* and *Lasius flavus*. – Insectes Sociaux 7: 227-230.

SEIFERT, B. 1986: Vergleichende Untersuchungen zur Habitatwahl von Ameisen im mittleren und südlichen Teil der DDR. – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 59: 1-124.

SEIFERT, B. 1988: A revision of the European species of the ant subgenus *Chthonolasius*. – Entomologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden 51: 143-180.

SEIFERT, B. 1990: Supplementation to the revision of the European species of the ant subgenus *Chthonolasius* Ruzsky, 1913. – Doriana VI-N.271: 1-13.

SEIFERT, B. 1991: *Lasius platythorax* n.sp., a widespread sibling species of *Lasius niger*. – Entomologia Generalis 16: 69-81.

SEIFERT, B. 1992: A taxonomic revision of the Palaearctic members of the ant subgenus *Lasius* s.str. (Hymenoptera: Formicidae). – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 66: 1-67.

SEIFERT, B. 1996: Ameisen beobachten, bestimmen. – Naturbuch-Verlag: Augsburg, 352 pp.

SOMMER, K. & HÖLLDOBLER, B. 1995: Colony founding by queen association and determinants of reduction in queen number in the ant *Lasius niger*. – Animal Behaviour 50: 287-294.

STÄRCKE, A. 1937: Retouches sur quelques fourmis d' Europe. II *Lasius* groupe *umbratus* Nylander. – Tijdschrift voor Entomologie 80: 38-72.

TOPOFF, H, COVER, S., GREENBERG, L., GOODLOE, L. & SHERMAN P. 1988: Colony founding by queens of the obligatory slave-making ant Polyergus breviceps: the role of the Dufour's gland. – Ethology 78: 209-218

VAN LOON, A. J., BOOMSMA, J. J. & ANDRASFALVY, A. 1990: A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera; Formicidae) from Central Europe. I. Description and general biology. – Insectes Sociaux 37: 348-362.

YAMAUCHI, K., KINOMURA K. & MIYAKE, S. 1981: Sociobiological studies of the polygynic ant *Lasius sakagamii*. I. General features of its polydomous system. – Insectes Sociaux 28: 279-296.

Anschrift der Verfasser:
Dr. Bernhard Seifert, Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz, PSF 300154, D-02806 Görlitz
Prof. Dr. Alfred Buschinger, TU Darmstadt, Institut für Zoologie, Schnittspahnstr. 3, D-64287 Darmstadt